Généralité d'une circulation veineuse intrarachidienne chez les Edentés Tardigrades (Paresseux et Gravigrades)

Par Robert Hoffstetter.

La présence d'une veine intrarachidienne a été signalée à maintes reprises chez certains Édentés Xénarthres. Le caractère a d'abord été observé chez le Paresseux *Choloepus* par Hochstetter (1898), puis retrouvé par De Burlet (1922) chez *Bradypus*. Le dernier auteur a aussi établi sa présence chez 3 genres fossiles, de la famille des Mylodontidés : *Scelidotherium*, « *Mylodon* » (actuellement désigné comme *Glossotherium*) et « *Grypotherium* » (c'est-à-dire *Mylodon* dans la nomenclature actuelle).

Pour les autres formes fossiles, la présence du même caractère n'a pas été formellement établie. Et pourtant, on peut relever dans la littérature paléontologique un certain nombre d'observations qui, correctement interprétées, auraient dû conduire à montrer l'existence d'une veine intrarachidienne chez d'autres Gravigrades. C'est ainsi que les corps vertébraux de la région postérieure du tronc sont souvent perforés par un canal ventro-dorsal, lequel permettait le passage de vaisseaux conduisant le sang depuis le plexus veineux post-rénal jusqu'à la veine intrarachidienne ; mais ces perforations ont parfois été décrites comme des « trous nourriciers » exceptionnellement gros. Par ailleurs, quelques fossiles montrent, dans la région thoracique antérieure, des trous invertébraux remarquablement agrandis du côté droit : c'est, comme l'a montré De Burlet, la voie de sortie de troncs veineux qui, de la veine intrarachidienne, ramènent le sang vers le cœur ; mais certains auteurs [Stock, 1925, p. 136, sur *Glossotherium* (*Paramylodon*) *harlani*] ont signalé le caractère sans l'interpréter ; d'autres [Gazin 1957, pp. 352-354, fig. 7, sur *Eremotherium rusconii*] ont cherché son explication dans un développement asymétrique des nerfs rachidiens ou de leurs liaisons avec le sympathique.

Il apparaît donc nécessaire de reprendre la question dans son ensemble. Pour ce faire, j'ai étudié le matériel fossile conservé au Muséum National d'Histoire Naturelle. D'autre part, une récente mission en Espagne [1] m'a permis d'observer les collections du

1. Mission effectuée grâce à l'aide du *Centre National de la Recherche Scientifique* (France) et du *Consejo Superior de Investigaciones Cientificas* (Espagne).

Museo Paleontológico de Valence et du *Museo Nacional de Ciencias Naturales* de Madrid, avec l'aimable autorisation des Professeurs F. Beltrán et B. Meléndez. Enfin, MM. Bræstrup et Møhl ont bien voulu, à ma demande, examiner les pièces du *Zoologiske Museum* de l'Université de Copenhague. Cette première étude conduit déjà à des résultats intéressants. Elle pourra être complétée par l'observation d'autres collections, notamment celles des musées américains.

Paresseux.

Les observations de Hochstetter (1898), précisées et complétées par De Burlet (1922), établissent que, chez les Paresseux actuels, le canal rachidien est parcouru par deux veines longitudinales, réunies par des anastomoses transversales ; mais la veine gauche reste minuscule, souvent difficile à retrouver chez l'adulte ; au contraire, la droite acquiert un développement considérable et refoule la moelle épinière sur le côté gauche du canal. Cette veine reçoit des vaisseaux afférents, d'une part par les trous intervertébraux, d'autre part par des perforations ventro-dorsales à travers les corps vertébraux de la région lombaire et parfois des régions sacrée et dorsale postérieure. Le sang quitte le canal rachidien dans la région thoracique : chez *Choloepus*, on compte 4 vaisseaux efférents qui sortent tous à droite, par les trous intervertébraux entre les vertèbres dorsales 8 à 12 : chez *Bradypus*, un seul vaisseau, toujours du côté droit, sort entre les vertèbres dorsales 7 et 8. Ces veines efférentes (les 4 se réunissent chez *Choloepus*) forment finalement un tronc unique, qui correspond à la partie supérieure (seule conservée) de la veine azygos, et qui se jette dans la veine cave supérieure. Grâce à ce dispositif remarquable, une part importante du sang de la partie postérieure du corps revient au cœur non par la veine cave inférieure, mais par la supérieure.

Gravigrades.

Chez les Gravigrades, tous éteints aujourd'hui, la présence d'une veine intrarachidienne ne peut être décelée que par des caractères corrélatifs de morphologie osseuse. De Burlet (1922, fig. 20, sur « *Grypotherium* » = *Mylodon*) a montré que la lumière du canal rachidien (en vue antérieure ou postérieure) peut présenter un contour asymétrique significatif ; mais ce caractère n'est pas toujours évident, car le volume de la veine et celui de la moelle épinière arrivent à s'équilibrer, entraînant ainsi une lumière pratiquement symétrique. Par contre, les perforations ventro-dorsales de certains

corps vertébraux (passage des veines afférentes) et l'agrandissement éventuel de trous intervertébraux du côté droit (passage des veines efférentes) révèlent de manière beaucoup plus tangible la présence de cette voie intrarachidienne dans la circulation veineuse.

Perforation de corps vertébraux.

Comme chez les Paresseux, on observe chez les Gravigrades des perforations ventro-dorsales à travers certains corps vertébraux, surtout dans la région lombaire, mais souvent aussi dans la région dorsale postérieure et dans les premières vertèbres sacrées. Généralement, deux orifices se présentent sur la face ventrale du corps vertébral ; mais ils confluent en un seul canal qui débouche par un orifice unique sur le plancher du canal neural (fig. 1).

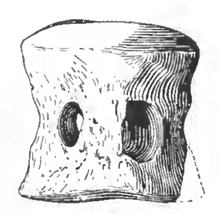
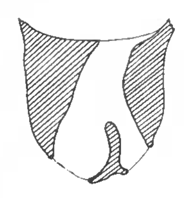
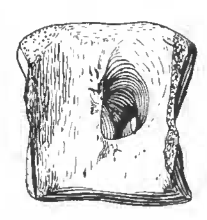




Fig. 1. — Corps vertébral lombaire de *Planops* sp. (M. 9205 Brit. Mus. Nat. Hist., Miocène inf. du Cap Fairweather, Patagonie argentine), faces ventrale et dorsale, et coupe transversale, montrant la perforation empruntée par les vaisseaux qui alimentent la veine intrarachidienne. × 1/2.

1) Mylodontidae. — Le plus ancien représentant connu de la famille, *Nematherium*, du Miocène inférieur de Santa Cruz, présente déjà ce caractère dans ses vertèbres lombaires (Scott, 1903-04, p. 348). La même particularité persiste chez les Scélidothérinés, et notamment dans le genre *Scelidotherium*, du Pléistocène (voir par exemple : De Burlet 1922, fig. 17). On la retrouve aussi chez les Mylodontinés (*Glossotherium*, *Mylodon*, *Lestodon*), mais ici le sacrum a englobé les vertèbres lombaires pour former un synsacrum, de sorte que ce sont surtout les premières vertèbres de ce synsacrum qui sont perforées (voir par exemple : De Burlet 1922, fig. 18-19).

2) Megatheriidae. — J'ai pu observer des perforations analogues, remarquablement nettes (fig. 1), dans les vertèbres lombaires de *Planops* (exemplaire M. 9205 du Brit. Mus. Nat. Hist.), du Miocène inférieur de Patagonie. Scott (1903-04, p. 334) les a notées chez le genre voisin, *Prepotherium*, du même âge géologique.

Parmi les formes géantes du Pléistocène, *Megatherium americanum* montre également la même particularité. Le caractère a été vu sur l'exemplaire type, du Musée de Madrid, par J. B. Bru (*in*

Garriga 1796, p. 6) qui signale que les vertèbres lombaires sont remarquables par la présenee « de un *abujero* que tienen en la parte baxa de sus *cuerpos* » ; ees orifiees sont visibles sur la figure de la Pl. I de la même publication. MM. Bræstrup et Møhl nous eonfirment que, sur l'exemplaire de Copenhague, les perforations intéressent les vertèbres saerées et lombaires et que, sur ces dernières, le canal est si grand qu'on peut y introduire le doigt.

3) Megalonychidae. — Les vertèbres des Mégalonyehidés antémioeènes n'ont pas été déerites. Mais, au Miocène inférieur (Santaeruzien), la famille buissonne en de nombreux genres, ehez lesquels les vertèbres lombaires présentent les mêmes perforations ; il s'agit notamment de *Hapalops* (cf. Scott 1903-04, pp. 189, 224, 246), *Analcimorphus* (*ibid.*, p. 288), *Schismotherium* (*ibid.*, p. 300) et *Pelecyodon* (*ibid.*, p. 314). Il est probable que la particularité persiste chez les genres pléistocènes (*Nothrotherium*, *Megalonyx*, etc.) où je n'ai pas pu la eontrôler ; eependant, on notera que la fig. 2, pl. 5 de Stock (1925) laisse deviner de telles perforations ehez *Nothrotherium shastense.*

En résumé, le caractère est présent ehez les divers genres des trois familles de Gravigrades où il a été possible de le eontrôler. Il est très probable qu'il est constant dans tout le groupe.

Agrandissement de trous intervertébraux.

Il s'agit cette fois d'un earaetère beaueoup moins général que le précédent. Il n'apparaît pratiquement que chez les formes géantes du Pléistoeène, où il est parfois remarquablement net. On observe alors que les vertèbres intéressées (toujours des dorsales) présentent une forme asymétrique (fig. 2) ; du eôté droit, le trou intervertébral est agrandi, aux dépens du pédieule de l'are neural (beaucoup plus grêle à droite qu'à gauche) et du corps vertébral (dont la surface supéro-latérale est excavée du côté droit).

1) Mylodontidae. — Le earaetère paraît eonstant chez les grandes formes du Pléistoeène, aussi bien ehez les Mylodontinés que ehez les Seélidothérinés. Chez *Mylodon* (= « *Grypotherium* »), il a été observé par De Burlet (1922, fig. 21 et 23 : vertèbres dorsales antérieures, non numérotées). Chez *Glossotherium*, l'exemplaire de Valenee monté sous le nom de « *Pseudolestodon debilis* » montre le earaetère sur la vertèbre dorsale n° 4 (la 3e est restaurée et ne permet pas de eonelusion à son sujet). Le sous-genre *Paramylodon*, d'Amérique du Nord, présente la même partieularité sur la 2e dorsale et parfois sur la 3e (Stock 1925, p. 136). Chez *Lestodon* (exemplaire de Copenhague, n° 154), l'asymétrie est aecusée sur les dorsales 3 et 4, moins marquée sur la 2e. En ee qui eoneerne *Sceli-*

dotherium, l'exemplaire de *Sc.* « *bravardi* » (en réalité *leptocephalum*), de Valence, montre la même particularité sur les dorsales 2 et 3 ; chez *Sc.* « *carlesi* » (= *leptocephalum*) du même Musée, seule la dorsale 3 est affectée ; en outre le caractère apparaît sur la fig. 22 de De Burlet (1922), où il semble intéresser également les dorsales 2 et 3 (non numérotées).

2) Megatheriidae. — La particularité se retrouve chez les deux géants du Pléistocène.

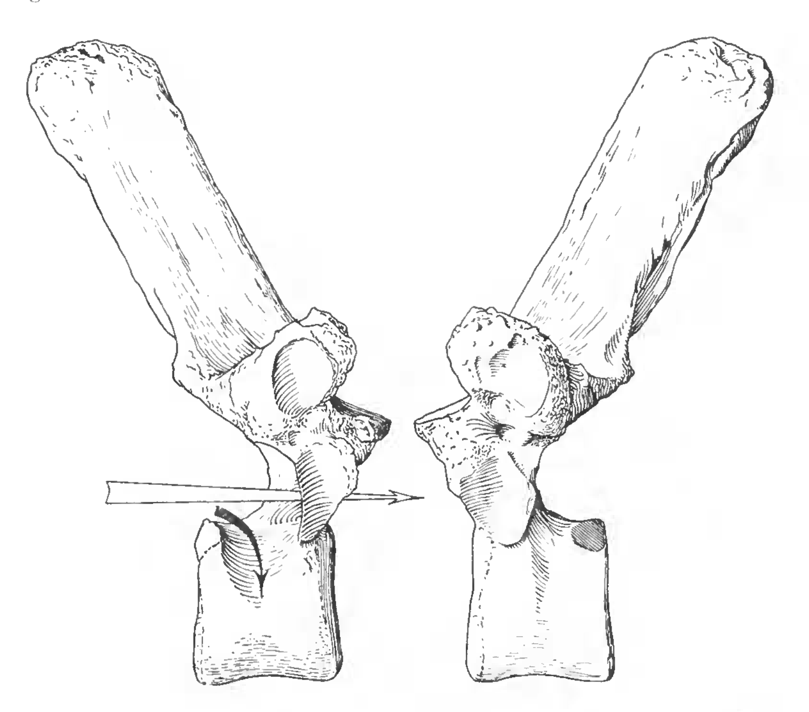


Fig. 2. — Vertèbre dorsale de *Megatherium americanum* Cuv. (AC. 6961, Mus. Nat. Hist. Nat., Pléistocène d'Argentine), faces droite et gauche, montrant à droite la voie de sortie d'une branche de la veine intrarachidienne (flèche noire) à partir du canal neural (flèche blanche). × 1/4.

Chez *Megatherium americanum*, deux exemplaires de Copenhague (nos 212 et 213) sont concordants : les 3 premières dorsales sont normales ; le trou intervertébral est agrandi du côté droit dans les dorsales 4 (moyennement), 5 (fortement) et 6 (faiblement). Le type de l'espèce, à Madrid, montre le même caractère sur les dorsales 5 (moyen), 6 (fort) et 7 (faible). Sur l'exemplaire de Paris, seule la dorsale 9 est affectée, mais il est difficile de contrôler la correction du montage, car la région est en partie restaurée et masquée

par les côtes et les armatures métalliques. En outre une dorsale isolée (AC 6961 du Muséum, coll. Vilardebo) montre clairement le développement asymétrique du trou intervertébral (fig. 2).

Chez le genre intertropical *Eremotherium*, Gazin (1957, pp. 352-354, fig. 7) observe la même particularité sur les dorsales 3 ou 4, 5 et 6, ce qui indique une concordance avec les *Megatherium* du Musée de Copenhague.

3) Megalonychidae. — Je n'ai pas de documentation satisfaisante sur cette famille, fort mal représentée dans les musées européens. On remarquera cependant que, chez *Nothrotherium shastense*, la figure donnée par Stock (1925, pl. 5, fig. 2 : face droite de la colonne vertébrale) montre un brusque agrandissement des trous intervertébraux au niveau des dorsales 6 et 7, mais le texte ne mentionne pas cette particularité et n'indique pas si l'agrandissement intéresse seulement le côté droit. Par ailleurs, on peut s'attendre à retrouver le caractère étudié chez le géant de la famille, *Megalonyx*, dont la colonne vertébrale n'a pas été décrite complètement.

En résumé, l'agrandissement de certains trous intervertébraux du côté droit n'est observé ni chez les Paresseux, ni chez les Gravigrades de taille petite ou moyenne ; mais il paraît être général chez les grandes formes du dernier groupe. Il faut en conclure que les veines efférentes, toujours présentes du côté droit dans la région thoracique (mais en nombre et position variables), acquièrent chez les formes géantes un développement relatif beaucoup plus fort (allométrique) et provoquent alors un agrandissement de leur orifice de sortie.

Conclusions.

On voit donc que la veine intrarachidienne est présente, non seulement chez les Paresseux et les Mylodontidés (ce que De Burlet avait déjà établi) mais aussi chez les Mégathéridés et Mégalonychidés. Elle paraît donc constante chez les Tardigrades (Paresseux et Gravigrades). Par contre, elle manque chez les autres Xénarthres : Tatous, Glyptodontes et Fourmiliers. Il y a donc là un important caractère anatomique, probablement acquis dès l'origine par les Tardigrades, et qui (avec d'autres particularités sur lesquelles j'ai déjà insisté) sépare ces derniers des autres Xénarthres et justifie leur élévation au rang d'infra-ordre (voir Hoffstetter 1954, 1958).

Laboratoire de Paléontologie du Muséum.

—

BIBLIOGRAPHIE

De Burlet (H. M.), 1922. — Ueber durchbohrte Wirbelkörper fossiler und recenter Edentaten, zugleich ein Beitrag zur Entwicklung des Venensystems der Faultiere. *Morph. Jahrb.*, Bd. 51, pp. 555-584, 23 fig.

Garriga (J.), 1796. — Descripcion del Esqueleto de un quadrúpedo muy corpulento y raro, Que se conserva en el Real Gabinete de Historia Natural de Madrid, in-4°, I-XVII, pp. 1-20, 5 pl.

Gazin (C. L.), 1957. — Exploration for the remains of giant Ground Sloths in Panama. *Smithson. Report* f. 1956, pp. 341-354, 7 fig., 8 pl.

Grassé (P. P.), 1955. — Les Xénarthres. In *Traité de Zoologie* (Dir. P. P. Grassé), t. XVII-2 (Paris, Masson) : voir pp. 1217-1219 et fig. 1145.

Hochstetter (F.), 1898. — Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie des Venensystems der Edentaten. *Morph. Jahrb.*, Bd. 25, pp. 362-376, 1 fig., Taf. XV.

Hoffstetter (R.), 1954. — Phylogénie des Edentés Xénarthres. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* (2e série), t. XXVI, n° 3, pp. 433-438, 1 fig.

Hoffstetter (R.), 1958. — Edentés Xénarthres. In *Traité de Paléontologie* (Dir. J. Piveteau), t. VI, pp. 535-636, 64 fig., (Paris, Masson).

Scott (W. B.), 1903-04. — Mammalia of the Santa Cruz Beds. Part 1, Edentata. *Rep. Princ. Univ. Exp. Patag.* 1896-1899, vol. 5.

Stock (Ch.), 1925. — Cenozoic Gravigrad Edentates of Western North America... *Carnegie Inst. Washington, Publ.* 331, xiii + 206 p., 120 fig., 47 pl.